第 37 卷第 4 期
2017 年 2 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol.37, No.4
Feb., 2017

DOI: 10.5846/stxb201604160704

高远,李隔萍,施宏,刘慧,任安芝,高玉葆.感染内生真菌的羽茅对大针茅的化感作用.生态学报,2017,37(4):1063-1073.

Gao Y, Li G P, Shi H, Liu H, Ren A Z, Gao Y B.Allelopathic effect of endophyte-infected *Achnatherum sibiricum* on *Stipa grandis*.Acta Ecologica Sinica, 2017,37(4):1063-1073.

感染内生真菌的羽茅对大针茅的化感作用

高 远,李隔萍,施 宏,刘 慧,任安芝*,高玉葆

南开大学生命科学学院, 天津 300071

摘要:以羽茅(*Achnatherum sibiricum*)为材料,采用室内生物测定法研究感染不同内生真菌的羽茅浸提液对大针茅(*Stipa grandis*)种子萌发和幼苗生长的化感作用,并采用气相色谱-质谱(GC-MS)联用技术对羽茅浸提液中的化学成分进行分析。结果表明:(1)内生真菌感染可缓解宿主羽茅对群落优势种大针茅的化感作用;(2)内生真菌感染对宿主羽茅化感作用的影响与内生真菌种类有关,具体表现为相比于未染菌羽茅,感染 *Epichloë gansuensis* 可显著缓解宿主羽茅对大针茅的抑制作用,而感染 *Neotyphodium sibiricum*、*Neotyphodium gansuensis* 有缓解羽茅对大针茅化感作用的趋势,但未达到显著影响;(3)羽茅浸提液中含有 2,4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸、邻苯二甲酸二丁酯和硬脂酸甲酯等潜在化感物质,这 4 种物质相对含量的差异可能是不同内生真菌感染状态的羽茅产生不同化感效应的主要原因;(4)对羽茅浸提液中 4 种潜在化感物质的化感作用进行验证实验,结果表明,2,4-二叔丁基苯酚对大针茅的化感作用基本表现为低浓度无影响,高浓度抑制,邻苯二甲酸二丁酯的化感作用表现为“低促高抑”的效应趋势,而邻苯二甲酸和硬脂酸甲酯对大针茅均表现出“剂量效应”的化感作用趋势,即 4 种潜在化感物质在高浓度时均可显著抑制大针茅的种子萌发和幼苗生长。

关键词:内生真菌;羽茅;大针茅;化感作用

Allelopathic effect of endophyte-infected *Achnatherum sibiricum* on *Stipa grandis*

GAO Yuan, LI Geping, SHI Hong, LIU Hui, REN Anzhi*, GAO Yubao

College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, *China*

Abstract: Endophytes are commonly defined as fungi that colonize internal tissues of plants for all or part of their life cycle. The largest plant family hosting endophytes is Poaceae. Enhanced competitive ability of endophyte-infected grasses has been well documented, including improved shoot and root growth, and greater resistance to biotic and abiotic stresses. However, the role of endophytes on the allelopathic effect of host grass is less studied. *Achnatherum sibiricum* is a perennial sparse bunchgrass, which always occurs as an accompanying species, and is typically highly infected by fungal endophytes. *A. sibiricum* can be infected by three endophytic fungi, *Neotyphodium sibiricum* (Ns), *Neotyphodium gansuensis* (Ng), and *Epichloë gansuensis* (Eg). Early studies of *A. sibiricum*-endophyte symbiota suggested that endophyte infection could improve the growth and stress tolerance of *A. sibiricum*, allowing the host grass to adapt to stressful or even extreme environmental conditions. However, few studies have examined effects of endophyte infection on allelopathic performance of *A. sibiricum*. In our study, we selected the natural grass *Stipa grandis*, a dominant species in a native community of *A. sibiricum*, as our research subject. The allelopathic effect of water aqueous extracts of *A. sibiricum* with different endophyte infection levels on seed germination and seedling growth of *S. grandis* was tested in petri dishes in the laboratory. GC-MS were used to identify chemical components of aqueous extracts of *A. sibiricum*. The results were as follows: (1) Uninfected *A. sibiricum* elicited the strongest inhibitory effect on the germination and seedling growth of *S. grandis*.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31270463,31570433);教育部博士点基金资助项目(20130031110023)

收稿日期:2016-04-16; **修订日期**:2016-08-15

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: renanzhi@nankai.edu.cn

Endophyte infection could alleviate allelopathic effect of *A. sibiricum* on the target species. (2) The allelopathic effect of *A. sibiricum* was related to the endophyte species. Compared with endophyte-free *A. sibiricum*, Eg infection significantly alleviated the allelopathic effect of *A. sibiricum*, whereas Ns and Ng infection tended to alleviate the allelopathic potential of the host grass, although the difference was not significant. (3) Four allelochemicals in water aqueous extracts of *A. sibiricum* were identified via GC-MS, including 2,4-di-tert-butylphenol, phthalic acid, dibutyl phthalate, and methyl stearate. The relative difference in the amounts of these four allelochemicals may account for different allelopathic responses of *A. sibiricum*. (4) The allelopathic effect of the four potential allelochemicals was validated. The results showed that 2,4-di-tert-butylphenol had no significant effect on *S. grandis* at lower concentration, but was inhibitory at higher concentration, as compared to the control. Dibutyl phthalate showed a "low-promotion and high-inhibition effect", whereas phthalic acid and methyl stearate showed a "dose effect" on *S. grandis*. Therefore, the four potential allelochemicals could inhibit seed germination and seedling growth of *S. grandis* at higher concentrations.

Key Words: endophyte; *Achnatherum sibiricum*; *Stipa grandis*; allelopathy

植物化感作用(allelopathy)是指活体植物通过雨雾淋溶、茎叶挥发、根系分泌以及植物残体的腐解等途径向环境中释放化感物质而影响其他有机体生长和发育的化学生态学现象[1]。化感作用广泛存在于草地生态系统中,并已成为当前生态学研究的热点[2]。化感物质(allelochemical)主要来源于植物的次生代谢产物[3],其可对邻近植物的生长发育(如种子萌发、幼苗生长)过程产生有利或有害的影响。在自然界中,水溶性的化感物质主要通过雨雾淋溶的方式进入土壤发生化感作用,因此,研究植物浸提液中的化感物质产生的化感作用对草地植物种子萌发及幼苗生长的影响可为探究退化草地的恢复重建、植物的入侵机制提供理论依据,并在阐明植物个体及种间的相互作用机制和构建植物群落中起重要作用[4-6]。

禾草内生真菌(fungal endophyte)是指能够在禾草中度过大部分或全部的生命周期,但不使宿主植物表现明显病害症状的一大类真菌[7],其中研究最多的是香柱菌属(*Epichloë*),其无性型被命名为 *Neotyphodium* 属[8]。大量研究表明,感染内生真菌可使宿主禾草的竞争能力显著增强[9-16]。Vázquez-de-Aldana 等[14]提出内生真菌对宿主植物竞争能力的影响可能体现在 3 个方面:(1) 内生真菌能够促进宿主禾草的生长发育,进而提高宿主的竞争优势,如 Vila-Aiub 等[17]发现,与未感染内生真菌植株相比,感染内生真菌显著提高了宿主黑麦草(*Lolium perenne*)的种子萌发、分蘖生长和生物量的积累;Malinowski 和 Belesky 等[18]研究表明,内生真菌的存在可以促进宿主植物的根系发育和叶片生长。(2) 内生真菌能增强宿主植物对昆虫[19]和食草动物[20]的取食、病原菌[21-22]的侵染等生物干扰,以及干旱[23]、低养分[24]和重金属[25]等非生物胁迫的抵抗能力,使宿主植物的竞争能力显著增加。(3) 内生真菌可引起宿主体内化学物质的变化进而改变植物的化感潜力,但这一推测目前还缺乏足够的实验证据。

目前,对于禾草-内生真菌共生关系的研究多集中于高羊茅(*Festuca arundinacea*)和黑麦草等栽培禾草,而对天然禾草-内生真菌相互作用的研究较少。由于长期的定向选育,高羊茅和黑麦草等栽培禾草通常只感染 1 种内生真菌,而天然禾草可感染多种内生真菌[26]。Sullivan 和 Faeth[27]发现亚利桑那羊茅(*Festuca arizonica*)自然种群感染有 2 种内生真菌 *N. tembladerae* 和 *N. huerfanum*;Iannone 等[28]发现不同地理种群的雀麦(*Bromus auleticus*)中也感染有 2 种内生真菌 *N. pampeanum* 和 *N. tembladerae*;Leuchtmann 等[29]甚至在三柄麦(*Hordelymus europaeus*)中发现感染有 6 种不同内生真菌。那么禾草的化感潜力是否因内生真菌种类的不同而不同呢? 目前尚未见报道。

内蒙古草原是我国重要的畜牧业生产基地,也是我国北方重要的生态防线[30]。魏宇昆等[31]对内蒙古草原天然禾草内生真菌感染状况调查发现,所调查的 21 属 43 种禾本科植物中,27 种感染有内生真菌。其中,羽茅(*Achnatherum sibiricum*)的内生真菌感染率最高(86%—100%),分布范围最为广泛。羽茅为禾本科芨芨草属的一种多年生草本植物,在我国东北、华北等多个地区均广泛分布,多为伴生植物[32],而丛生禾草大针茅

(*Stipa grandis*)是其所在群落的优势种。本课题组前期的研究发现,同一地理种群的羽茅通常感染有 2 种 *Epichloë* 属内生真菌:即 *Epichloë sibiricum* 和 *Epichloë gansuence*[33],其中 *E. sibiricum* 只发现有无性型 *Neotyphodium sibiricum*(Ns),而 *E. gansuensis* 既有无性型 *N.gansuensis*(Ng)也有有性型 *E. gansuence*(Eg)[34],因此,羽茅是研究不同种类内生真菌对宿主禾草影响的理想材料。本实验以羽茅为材料,探讨感染不同内生真菌的羽茅对其所在群落优势种大针茅的化感效应,并采用气相色谱-质谱(GC-MS)联用技术对羽茅浸提液中的化学成分进行了分析,为进一步预测内蒙古草原的植被群落动态变化及草地生态系统的保护提供理论依据。

1　材料和方法

1.1　种子的采集

羽茅种子于 2012 年采集自中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站(119.67°E, 49.100°N),海拔 629m,年平均降雨量约为 367mm,年均温为-2℃,土壤为暗栗钙土。对获得的种子使用苯胺蓝染色法进行内生真菌的检测[35],结果表明采集地的羽茅种子中内生真菌感染率为 100%。对羽茅种子进行内生真菌的分离纯化[36],首先从采自同一穗的种子中选择 5 粒饱满的种子放入 7mL 离心管中,先在 50%硫酸中浸泡 20min,将硫酸倒出后用无菌蒸馏水冲洗 3 次,然后在 3%次氯酸钠中浸泡 20min,将次氯酸钠倒出并用无菌蒸馏水冲洗 3 次,最后将种子保存在无菌蒸馏水中。在无菌超净工作台内将表面灭菌后的羽茅种子接种到 PDA 培养基(200g/L 土豆,15g/L 琼脂,20g/L 葡萄糖)上。之后使用封口膜将培养皿封好并将其置于 25℃恒温培养箱中黑暗培养。待白色菌丝从种子表面或边缘长出时,挑取菌丝进行 3 次单胞纯化以获得单胞菌落。以每个菌株的 *tub* B 和 *tef* A 序列作为靶序列,用 GenBank 中的 BLAST 程序搜索同源序列一起进行系统发育分析,并结合形态学方法鉴定获得如下内生真菌:*N.sibiricum*、*N.gansuensis* 和 *E.gansuensis*。采自同一穗的种子通常感染同种内生真菌,将感染不同内生真菌羽茅的种子分为两份,一份置于 4℃冰箱保存,另一份在 60℃下高温处理 30d,以获得不染菌种子。这种高温处理的方法能够使羽茅种子所感染的内生真菌失活,并且对种子发芽、幼苗及成株生长均无显著不利影响[37]。

大针茅为多年生密丛型旱生草本植物,是亚洲中部草原亚区最具代表性的建群植物之一,也是划分草原植被的指示植物[38]。实验所使用的大针茅种子于 2012 年采集,由内蒙古大学梁存柱教授惠赠。

1.2　不同内生真菌感染状况的羽茅种群构建

选取不同内生真菌感染状况的羽茅种子浸泡过夜后播种到直径 20cm 高 20cm,装满蛭石的塑料花盆中,置于南开大学网室(允许透过 80%以上的自然光,不透水)培养,光照每天 8h 左右,温度 10—30℃。待植株生长一个月后,选取长势一致且生长良好的幼苗,每盆定株到 10 株用于实验。每周浇灌 1 次 Hoagland 完全营养液,每次 500mL/盆,从 2015 年 4 月 5 日至 6 月 29 日共持续 85d。不同内生真菌感染状况的羽茅各种植 5 盆,收获后将同种内生真菌感染状况的羽茅绿叶混合备用。

1.3　羽茅浸提液的制备

称取不同内生真菌感染状况的羽茅绿叶各 20g,将其剪成 2cm 长的小段,用 200mL 蒸馏水浸泡 48h 后,双重过滤。第一重用定量滤纸过滤,第二重用 0.45μm 的滤膜过滤,制备得到不含微生物的浓度为 0.1 g/mL 的羽茅浸提液原液,将原液稀释得到 0.01、0.03 g/mL 和 0.05 g/mL 的浸提液,置于 4℃冰箱中冷藏备用。

1.4　化感活性生物测定

试验采用室内生物测定法。取直径 9cm 的培养皿洗净、烘干后铺入两层灭菌滤纸,将消毒后的大针茅种子均匀放入培养皿中,每皿 50 粒,然后向培养皿中分别倒入 6mL 3 种不同浓度的羽茅浸提液。用蒸馏水处理作为对照(CK),每个处理设 6 次重复。

将培养皿置于人工智能培养箱中恒温 25℃下暗培养 3d,从第 4 天起在温度 25℃、光照 12h 条件下培养。试验期间适量补充浸提液以保持滤纸湿润。种子开始发芽后,每天观察并记录发芽种子数目(胚根或胚轴突

破种皮 1—2mm 为萌发),直至连续 2d 无种子萌发为止,从 2015 年 7 月 16 日至 8 月 1 日共历时 17d。计算大针茅种子的发芽率及发芽势,计算公式[39]如下:

发芽率=(发芽种子数/供试种子总数)×100%

发芽势=(前 10d 内正常发芽的种子数/供试种子总数)×100%

在培养期末,于每个培养皿中挑选 10 株健壮幼苗,用吸水纸吸干水分,用直尺测定每株幼苗的苗高和根长,并用电子天平称量这 10 株幼苗的干重(105℃杀青 0.5h 后,70℃烘干至恒重)。

1.5 羽茅浸提液化学成分分析

选取化感活性较强的未染菌(E-)羽茅浸提液和活性较弱的感染 Eg 的羽茅浸提液进行气相色谱-质谱(GC-MS)物质测定。各取 10mL 羽茅浸提液母液,加入等量的石油醚萃取得到石油醚萃取物,用旋转蒸发仪在 40℃下浓缩至干,再用 1mL 石油醚溶解,进样 GC-MS 分析。

GC 条件:色谱柱为 HP-5MS;石英毛细管柱(30m×250μm×0.25μm);升温程序为初始温度 70℃,以 15℃/min 的速率升至 180℃,保持 5min,再以 10℃/min 升至 220℃,保持 15min;载气为 He(99.99%),柱流速为 1mL/min,不分流;进样口温度为 280℃。

MS 条件:EI 离子源,离子源温度为 230℃;电子能量为 70eV;扫描范围为 39—450amu;采集方式为全扫描。

采用 Agilent 数据分析软件和 NIST11 谱库兼顾色谱保留时间定性,采用峰面积表示物质含量。根据"80%原则"[40],采用谱库匹配系数大于等于 80%的化合物进行分析。

1.6 潜在化感物质的验证试验

参考周宝利[41]等的方法。将 2,4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸、邻苯二甲酸二丁酯和硬脂酸甲酯先用无水乙醇溶解,再逐渐加入蒸馏水,配制得到 0.01、0.05mmol/L 和 0.10mmol/L 的溶液,乙醇最终浓度为 1.5%,以 1.5%乙醇作为对照(CK),设置 6 个重复。取不同浓度的溶液 6mL 分别加入铺有两层灭菌滤纸的干燥培养皿中进行大针茅种子萌发和幼苗生长试验,具体方法同 1.4。

1.7 数据处理

试验数据用 Excel 2010 软件录入,采用 SPSS 21.0 软件进行数据的分析处理,文中数据均以"均值±标准误"表示。

2 结果与分析

2.1 羽茅浸提液对大针茅种子萌发的影响

大针茅种子的发芽率受羽茅浸提液浓度的显著影响,且 4 种不同内生真菌感染状况的羽茅浸提液均表现出"剂量效应",即随浸提液浓度的增大,对大针茅种子发芽率的抑制作用逐渐增强(表 1,图 1)。大针茅种子的发芽率也受内生真菌的显著影响,具体表现在:3种浸提液浓度条件下,未染菌(E-)羽茅浸提液对大针茅

表 1 不同内生真菌-羽茅共生体中,浸提液浓度、内生真菌感染状态对受体大针茅种子萌发和幼苗生长影响的方差分析

Table 1 Analysis of variance for the effects of extract concentration, endophyte infection status of different *Achnatherum sibiricum*-endophyte symbionts on the seed germination and seedling growth of *Stipa grandis*

	df	发芽率/% Germination rate		发芽势/% Germination potential		苗高/cm Seedling height		根长/cm Root length		苗干重/mg Shoot weight		根干重/mg Radicle weight	
		F	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*	*F*	*p*
C	2	45.149	<0.001	82.104	<0.001	131.436	<0.001	37.680	<0.001	165.479	<0.001	19.671	<0.001
E	3	6.418	0.001	6.340	0.001	2.609	0.059	0.646	0.589	10.348	<0.001	3.415	0.023
C×E	6	1.669	0.144	2.417	0.037	0.432	0.855	0.642	0.696	1.288	0.276	1.533	0.183
误差	62												

C:浸提液浓度 extract concentration,E:内生真菌感染状态 endophyte infection status;表中黑色字体表示差异显著($P<0.05$)

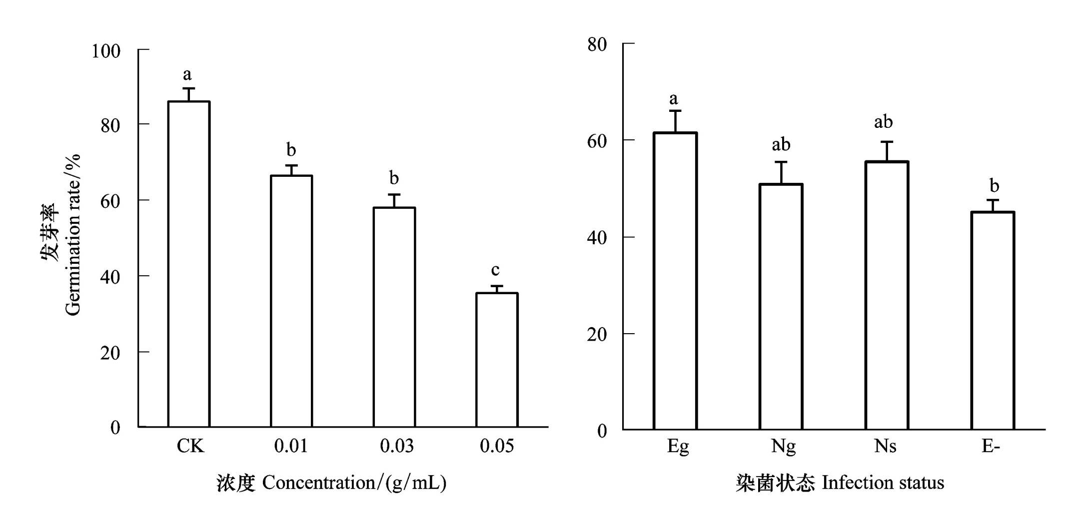


图 1　不同浸提液浓度和染菌状态对大针茅种子发芽率的影响

Fig.1　Effects of different extract concentration and endophyte infection status on the germination rate of *Stipa grandis*

种子发芽率的抑制作用均最强,内生真菌感染可缓解宿主羽茅对大针茅发芽率的抑制作用,且这种抑制效应与内生真菌种类有关,相比于未染菌羽茅,感染 Eg 可显著缓解宿主羽茅对大针茅的抑制作用,而感染 Ns、Ng 有缓解羽茅对大针茅化感作用的趋势,但同 E-羽茅相比未达到显著差异(表 1,图 1)。

大针茅种子发芽势受羽茅浸提液浓度和内生真菌的交互影响(表 1,图 2)。0.01 g/mL 浸提液处理下 E-羽茅对受体发芽势的抑制作用显著高于感染 Eg 的羽茅。而 0.03 g/mL 浓度水平下,感染 Ng 和未染菌(E-)的羽茅浸提液对大针茅发芽势的化感作用强度显著高于感染 Eg 的羽茅。0.05 g/mL 浸提液处理对大针茅种子发芽势的抑制作用最强,但此浓度下内生真菌的感染状况对受体发芽势的影响无显著差异。

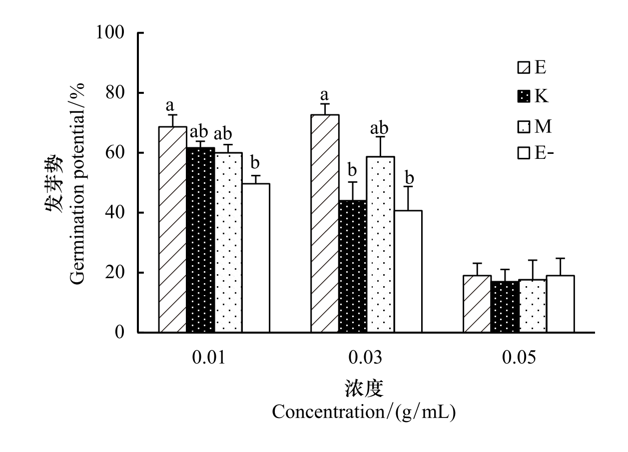


图 2　不同浸提液浓度下,不同内生真菌感染状态对大针茅种子发芽势的影响

Fig.2　Effects of different endophyte infection status on the germination potential of *Stipa grandis* under various extract concentration

Eg: *Epichloë gansuence*; Ng: *Neotyphodium gansuensis*; Ns: *Neotyphodium sibiricum*; E-: endophyte-free

2.2　羽茅浸提液对大针茅幼苗生长的影响

2.2.1　羽茅浸提液对大针茅幼苗苗高和根长的影响

大针茅幼苗的苗高受羽茅浸提液浓度的显著影响,4 种不同内生真菌感染状况的羽茅浸提液均表现出“低浓度无影响,高浓度抑制”的浓度效应趋势(表 1,图 3)。与对照相比,0.05 g/mL 浓度水平的浸提液显著抑制受体的苗高,而 0.03 g/mL 和 0.01 g/mL 浸提液水平对大针茅的苗高无显著影响。而内生真菌的感染状况对大针茅苗高的影响无显著差异(表 1)。

大针茅幼苗的根长也受羽茅浸提液浓度的显著影响,且不同内生真菌感染状况的羽茅浸提液的作用趋势均表现为低浓度促进,高浓度抑制(表 1,图 3)。与对照相比,高浓度的 0.05 g/mL 浸提液处理显著抑制受体的根长生长,而 0.01 g/mL 浓度水平可显著促进受体根的生长。但内生真菌的感染状况对受体大针茅根长的生长无显著影响(表 1)。

2.2.2　羽茅浸提液对大针茅幼苗苗重和根重的影响

大针茅的幼苗苗重受浸提液浓度的显著影响,4 种不同内生真菌感染状况的羽茅浸提液均表现出“低浓度无明显作用,高浓度抑制”的效应趋势(表 1,图 4)。与对照相比,0.05 g/mL 浓度的浸提液对受体苗重表现出显著的抑制作用,而 0.01 g/mL 和 0.03 g/mL 浓度水平的羽茅浸提液对幼苗苗重无显著影响。与苗高类似,

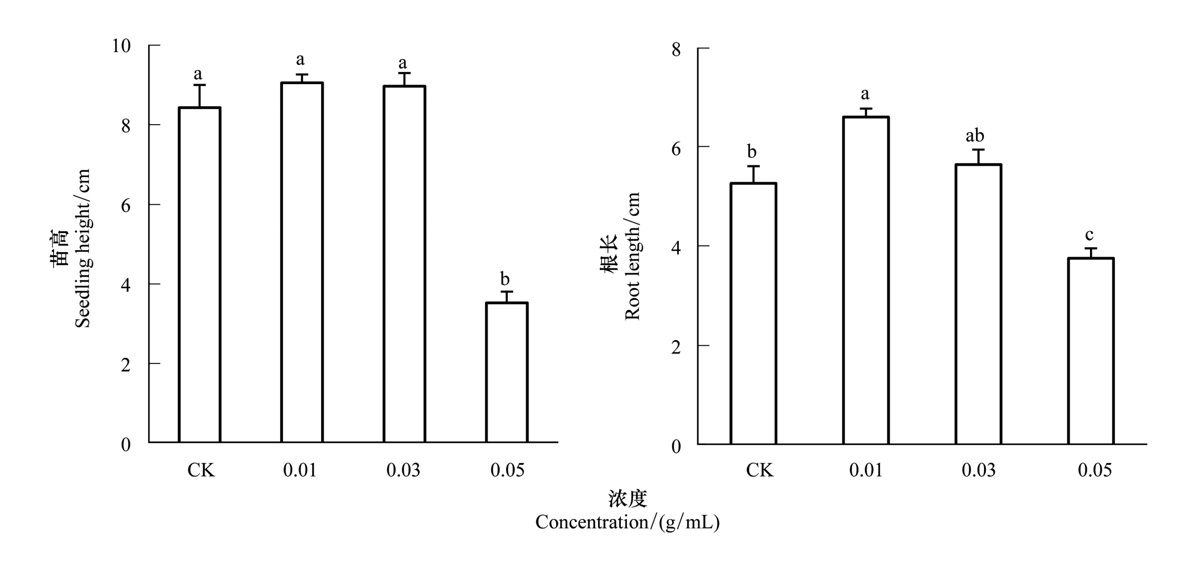


图 3 不同浸提液浓度对大针茅幼苗苗高和根长的影响

Fig.3 Effects of different extract concentration on the seedling height and root length of *Stipa grandis*

大针茅的幼苗苗重还受内生真菌的显著影响(表 1,图 4),表现为 3 种浸提液浓度条件下,E-羽茅浸提液对大针茅幼苗苗重的抑制作用均最强,感染 Eg 可显著缓解羽茅对大针茅幼苗苗重的抑制作用,而感染 Ns、Ng 有缓解宿主羽茅对大针茅苗重化感作用的趋势,但同 E-羽茅的抑制作用相比未达到显著差异。

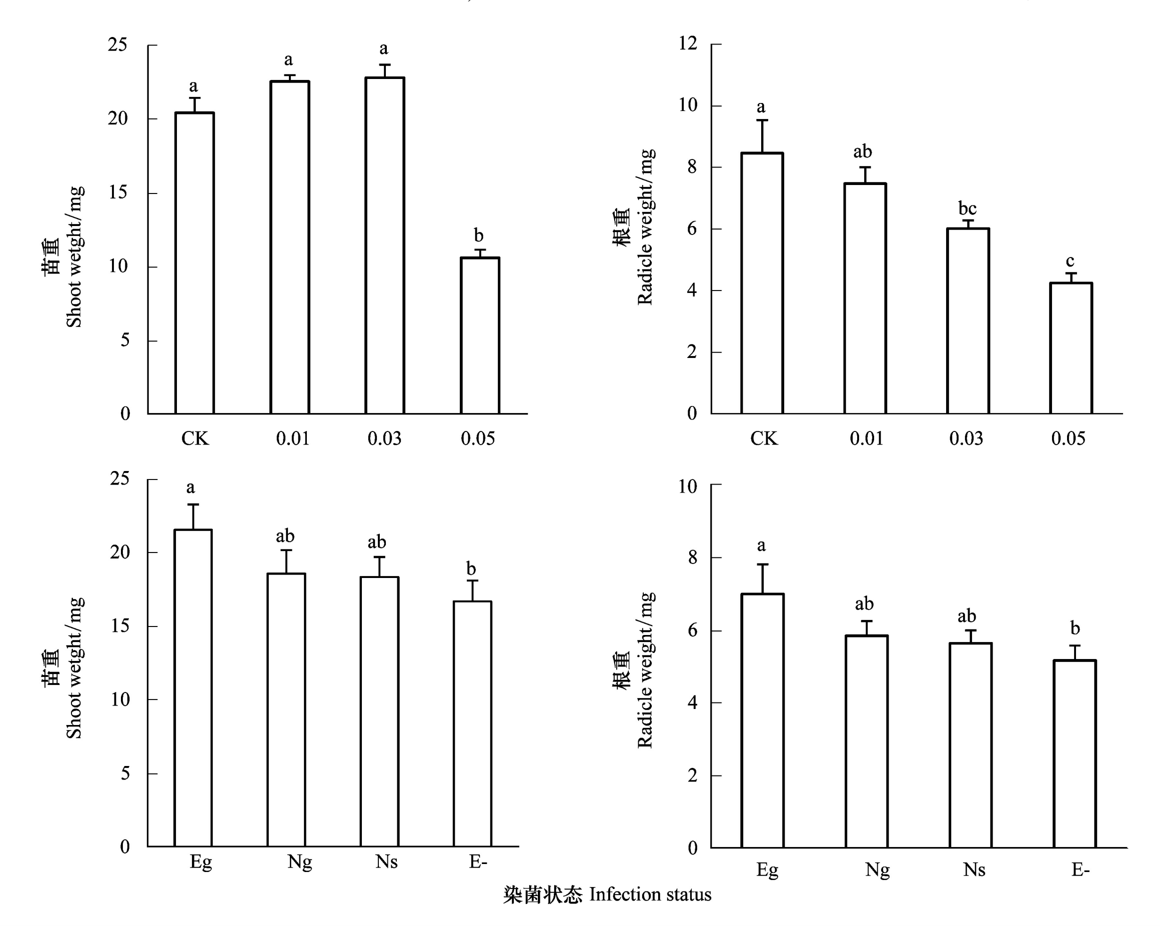


图 4 不同浸提液浓度和内生真菌感染状态对大针茅幼苗苗重和根重的影响

Fig.4 Effects of different extract concentration and endophyte infection status on the shoot weight and radicle weight of *Stipa grandis*

大针茅幼苗的根重也受羽茅浸提液浓度的显著影响,不同内生真菌感染状况的羽茅浸提液的作用趋势均表现为“剂量效应”,即随浸提液浓度的增加,大针茅幼苗根重受到的抑制作用逐渐增强(表 1,图 4)。另外,受体大针茅的幼苗根重受内生真菌的显著影响(表 1,图 4),表现在:3 种浸提液浓度条件下,E-羽茅浸提液对大针茅幼苗的根重均具有最强的抑制作用。与未染菌羽茅相比,感染 Eg 可显著缓解羽茅对大针茅幼苗根重的化感作用,而感染 Ns、Ng 的羽茅对大针茅根重的抑制作用同 E-羽茅相比未达到显著差异。

2.3　羽茅浸提液化学成分分析

对化感活性较强的未染菌(E-)羽茅和化感活性较弱的感染 Eg 的羽茅浸提液样品经石油醚萃取后进行气相色谱-质谱联用仪分析,并通过标准质谱数据库 NIST11 进行计算机检索,鉴定出 E-羽茅浸提液中含有 19 种物质,而感染 Eg 的羽茅浸提液含有 17 种物质(表 2),其中,E-羽茅浸提液中主要有烷烃类化合物(18.39%)、酯类(5.07%)、有机酸(2.93%)、对二甲苯(2.68%)、萘(2.61%)、醇类(1.74%)和酚类(1.37%);而感染 Eg 的羽茅浸提液中的主要成分是烷烃类化合物(18.47%)、酯类(2.60%)、对二甲苯(2.36%)、萘(1.94%)、有机酸(1.89%)、醇类(1.27%)和酚类(0.65%)。两种化感活性不同的浸提液中均含有 2,4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸、邻苯二甲酸二丁酯和硬脂酸甲酯,只是化感活性较强的 E-羽茅浸提液中的上述 4 种物质含量均高于 Eg 羽茅。

表 2　不同化感活性的羽茅浸提液化学成分

Table 2　The chemical composition of the extract from different allelophic potential of *Achnatherum sibiricum*

编号 No.	化合物名称 Name of the chemical	分子式 Molecular formula	E--羽茅峰面积 Area of E--*A.sibiricum*/%	Eg-羽茅峰面积 Area of Eg-*A.sibiricum*/%
1	对二甲苯 p-Xylene	C_8H_{10}	2.68	2.36
2	二十八烷 Octacosane	$C_{28}H_{58}$	0.26	0.34
3	十氢化-2,3-二甲基萘烷 Naphthalene,decahydro-2,3-dimethyl-	$C_{12}H_{22}$	3.61	2.82
4	萘 Naphthalene	$C_{10}H_8$	2.61	1.94
5	十四烷 Tetradecane	$C_{14}H_{30}$	4.21	5.14
6	二十烷 Eicosane	$C_{20}H_{42}$	4.33	2.39
7	9-甲基-二十六烷 Hexacosane,9-methyl-	$C_{27}H_{56}$	2.21	—
8	十八烷 Octadecane	$C_{18}H_{38}$	0.46	1.02
9	2,4-二叔丁基苯酚 Phenol,2,4-bis(1,1-dimethylethyl)	$C_{14}H_{22}O$	1.37	0.65
10	十六烷 Hexadecane	$C_{16}H_{34}$	0.36	0.28
11	7,9-二甲基十六烷 Hexadecane,7,9-dimethyl-	$C_{18}H_{38}$	—	2.36
12	二十一烷 Hexadecane	$C_{21}H_{44}$	0.44	0.66
13	二十五烷 Pentacosane	$C_{25}H_{52}$	1.21	—
14	芳樟醇 Linalool	$C_{10}H_{18}O$	1.74	1.27
15	9-甲基-十九烷 Nonadecane,9-methyl-	$C_{20}H_{42}$	0.18	0.46
16	邻苯二甲酸 Phthalic acid	$C_8H_6O_4$	2.93	1.89
17	二十七烷 Heptacosane	$C_{27}H_{56}$	0.48	3.00
18	3-甲基-十七烷 Heptadecane,9-methyl-	$C_{18}H_{38}$	0.64	-
19	邻苯二甲酸二丁酯 Dibutyl phthalate	$C_{16}H_{22}O_4$	3.79	2.07
20	硬脂酸甲酯 Methyl stearate	$C_{19}H_{38}O_2$	1.28	0.53

2.4　潜在化感物质的验证试验

如表 3 所示,2,4-二叔丁基苯酚对大针茅的化感作用基本表现为“低浓度无影响,高浓度抑制”的现象。与对照相比,当浓度为 0.01 mmol/L 时,2,4-二叔丁基苯酚除显著促进了大针茅幼苗的苗高生长外,对其余指标均无显著影响;当浓度为 0.05 mmol/L 时,2,4-二叔丁基苯酚显著抑制了大针茅种子的发芽率、发芽势及幼苗的根长生长;当浓度为 0.10 mmol/L 时,除苗干重外,大针茅的发芽率、发芽势、苗高、根长和根干重等指标

均受到显著抑制。

邻苯二甲酸对大针茅的化感作用表现为"剂量效应"的浓度效应趋势。与对照相比，当浓度为 0.01 mmol/L 和 0.05 mmol/L 时，邻苯二甲酸均显著抑制了大针茅种子的发芽率、发芽势和根干重，但 0.05 mmol/L 的邻苯二甲酸对大针茅种子发芽率、发芽势的抑制效应达到极显著水平；当浓度为 0.10 mmol/L 时，除幼苗根长外，大针茅的发芽率、发芽势、苗高、苗干重和根干重等指标均受到邻苯二甲酸的显著抑制。

邻苯二甲酸二丁酯对大针茅的化感作用表现为"低促高抑"的效应趋势。与对照相比，0.01 mmol/L 浓度的邻苯二甲酸二丁酯显著促进了大针茅种子的发芽率、苗高和苗干重；当浓度为 0.05 mmol/L 时，邻苯二甲酸二丁酯对大针茅幼苗的苗高有显著抑制作用，对其余指标无显著影响；而当浓度为 0.10 mmol/L 时，除根长和根干重外，大针茅的发芽率、发芽势、苗高和苗干重等指标均受到显著抑制。

与邻苯二甲酸类似，硬脂酸甲酯对大针茅的化感效应趋势也表现为"剂量效应"。与对照相比，当浓度为 0.01mmol/L 时，硬脂酸甲酯显著抑制了大针茅种子的发芽率、发芽势和苗高；而 0.05 mmol/L 浓度的硬脂酸甲酯抑制作用更强，对大针茅种子的发芽率、发芽势、苗高和苗干重均有显著抑制；当浓度为 0.10 mmol/L 时，除根干重外，大针茅的发芽率、发芽势、苗高、苗干重和根长等指标均受到硬脂酸甲酯的显著抑制。

表 3 4 种潜在化感物质对大针茅种子萌发和幼苗生长的影响

Table 3 The effects of four potential allelochemicals on the seed germination and seedling growth of *Stipa grandis*

处理 Treatment	浓度 Concentration/(mmol/L)	发芽率 Germination rate/%	发芽势 Germination potential/%	苗高 Seedling height/cm	根长 Root length/cm	苗干重 Shoot weight/mg	根干重 Radicle weight/mg
2,4-二叔丁基苯酚	CK	81.24±2.18a	75.64±3.36a	8.26±0.42b	5.74±0.34a	23.43±1.02ab	7.66±1.27a
	0.01	73.40±3.42ab	62.38±2.81ab	10.21±0.37a	4.21±0.17ab	27.26±2.17a	7.48±0.69a
	0.05	59.76±2.77b	57.42±3.16b	7.62±0.33b	3.76±0.26b	18.39±0.87ab	6.71±0.55ab
	0.10	42.16±1.86c	35.67±1.38c	4.25±0.52c	3.92±0.38b	17.65±0.42b	6.28±0.31b
邻苯二甲酸	CK	81.24±2.18a	75.64±3.36a	8.26±0.42a	5.74±0.34a	23.43±1.02a	7.66±1.27a
	0.01	62.16±2.16b	57.68±2.45b	6.78±0.47ab	4.36±0.57a	19.35±2.31a	6.39±0.73b
	0.05	46.26±3.21c	42.37±1.79c	6.46±0.39ab	4.57±0.24a	17.87±1.69ab	6.56±0.37b
	0.10	35.65±1.75c	30.54±2.17c	4.57±0.29b	4.13±0.31a	15.42±1.37b	5.84±0.52b
邻苯二甲酸二丁酯	CK	81.24±2.18b	75.64±3.36a	8.26±0.42b	5.74±0.34a	23.43±1.02b	7.66±1.27a
	0.01	92.35±2.62a	68.47±3.25a	12.46±0.57a	5.86±0.35a	31.37±1.56a	7.86±0.75a
	0.05	77.51±2.47b	71.36±2.37a	6.45±0.36c	4.36±0.25a	23.56±0.95b	6.35±0.54a
	0.10	56.94±1.82c	52.82±2.46b	5.16±0.42c	4.57±0.36a	18.74±0.77c	6.51±0.28a
硬脂酸甲酯	CK	81.24±2.18a	75.64±3.36a	8.26±0.42a	5.74±0.34a	23.43±1.02a	7.66±1.27a
	0.01	58.26±2.47b	52.65±3.17b	6.37±0.25b	4.36±0.25ab	19.47±1.56ab	7.39±0.46a
	0.05	45.85±3.12bc	43.26±2.37b	5.67±0.41b	4.15±0.27ab	16.59±1.08b	7.57±0.35a
	0.10	31.46±1.57c	27.35±2.75c	5.26±0.35b	3.26±0.41b	15.86±1.37b	6.38±0.26a

3 讨论

关于内生真菌感染对宿主植物化感潜力的影响目前只在高羊茅和黑麦草等栽培禾草中有研究报道，而且内生真菌对宿主化感作用影响的结论也不一致。如 Sutherland 等[42] 发现感染内生真菌的多年生黑麦草对白三叶草（*Trifolium repens*）的化感效应显著强于未染菌植物；Vázquez-de-Aldana 等[43] 的研究也表明相比于未染菌宿主植物，染菌高羊茅的根部浸提液能显著抑制百脉根（*Lotus corniculatus*）和车前草（*Plantago lanceolata*）等目标植物的幼苗生长。但 Springer 等[44] 的结果却发现，高羊茅对 5 种豆科植物的种子萌发、幼苗生长的化感作用与内生真菌无显著相关性。Renne 等[45] 也发现，高羊茅对南美本地草原植物种子萌发和幼苗生长的抑制效应并不受到内生真菌感染与否的影响。本研究以群落伴生种羽茅和群落优势种大针茅为实验材料，发现未染菌羽茅的化感作用最强，感染内生真菌可缓解宿主羽茅对群落优势种大针茅的化感作用，本实验结果

一方面说明内生真菌感染没有提高宿主植物的干扰性竞争能力,另一方面也为解释自然生境中感染内生真菌的羽茅和大针茅长期共存的现象提供了实验依据。本实验室前期的研究中,人们发现内生真菌对宿主羽茅的生长发育和抗性方面具有正效应,如李夏[36]研究发现,与未染菌羽茅相比,内生真菌感染显著增加了宿主羽茅的绿叶生物量和地上部分总生物量的积累,从而促进了宿主的生长发育;秦俊华等[46]发现,内生真菌可显著提高宿主羽茅对东亚飞蝗的抗性;而谢凤行等[47]的研究结果表明,内生真菌对宿主植物羽茅在抗病原菌侵染方面具有一定的增益作用。因此,对于羽茅而言,内生真菌感染是通过促进宿主植物的生长和增强其抗逆性而增强宿主植物的竞争力的。

相比于内生真菌种类较为单一的栽培禾草,天然禾草通常感染有多种内生真菌,而内生真菌种类对宿主影响的研究主要集中植物的生长和抗性方面,在生长方面,Iannone 等[28]发现 2 种内生真菌 *N. pampeanum* 和 *N. tembladerae* 对宿主雀麦属植物生物量的影响有显著差异,*N. pampeanum* 对宿主生物量的贡献显著高于 *N. tembladerae*。Hamilton 等[48]的研究也表明,不同的内生真菌 *N. tembladerae* 和 *N. huerfanum* 对宿主生物量的有益影响在所有处理下均有显著差异。但 Oberhofer 等[49]发现不同种类的内生真菌 *E. hordelymi*、*E. sylvatica* ssp. *Pollinensis* 和 *E. bromicola* 对宿主三柄麦属植物营养生长的影响均无显著差异。抗性方面,Brem 等[50]发现,感染无性型菌株对宿主禾草抗虫性的增益作用显著强于有性型菌株。而李夏[36]发现,不同内生真菌对宿主羽茅生长的影响不同,感染 Ng 的羽茅绿叶生物量显著高于 Ns-羽茅共生体,而感染 Eg 的羽茅绿叶生物量同感染 Ng 和 Ns 的羽茅无显著差异。本研究也表明,不同种类内生真菌感染的羽茅对受体大针茅种子萌发和幼苗生长的化感效应有显著差异,与未染菌羽茅相比,感染 Eg 可显著缓解宿主羽茅对大针茅的抑制作用,而感染 Ns、Ng 有缓解羽茅对大针茅化感作用的趋势,但未达到显著影响。

植物体内的化感物质往往是微量的,提取、分离和鉴定具有一定的难度。现代化学鉴定手段的进步为植物化感物质的分离鉴定提供了有力的技术支持,气相色谱-质谱仪(GC-MS)是常用的鉴定化感物质的仪器[51]。刘成等[52]利用 GC-MS 方法分离鉴定出芦苇中含有的化感物质有棕榈酸甲酯、2-甲基烯丙醇等。邬彩霞等[53]用 GC-MS 技术鉴定出香豆素可能是黄花草木樨浸提液中的主效化感物质。董晓宁等[54]采用 GC-MS 技术分离鉴定了多花黑麦草的化感物质有草酸、邻苯二甲酸及其衍生物等。本研究通过 GC-MS 技术从化感活性较强的未染菌羽茅浸提液中鉴定得到了 19 种物质成分,其中 2,4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸、邻苯二甲酸二丁酯和硬脂酸甲酯已分别在茄子[55]、萝卜[56]、莴苣[57]、南美蟛蜞菊[58]中被证实具有化感活性,对化感活性较弱的感染 Eg 的羽茅浸提液运用 GC-MS 技术分离得到 17 种化学成分,其浸提液中也含有 2,4-二叔丁基苯酚、邻苯二甲酸、邻苯二甲酸二丁酯和硬脂酸甲酯,但感染 Eg 的宿主羽茅体内这 4 种化感物质的含量低于未染菌羽茅,这可能是两种羽茅浸提液化感活性具有显著差异的原因。对羽茅浸提液中 4 种潜在化感物质的化感作用进行验证试验,结果表明,2,4-二叔丁基苯酚对大针茅的化感作用表现为低浓度无影响,高浓度抑制,邻苯二甲酸二丁酯的化感作用表现为"低促高抑"的效应趋势,而邻苯二甲酸和硬脂酸甲酯对大针茅表现出"剂量效应"的化感作用趋势,4 种潜在化感物质在高浓度时均可显著抑制大针茅的种子萌发和幼苗生长,这与 GC-MS 测定得到的结果一致。当然,由于 GC-MS 不能对植物中的热不稳定性和一些大分子代谢产物进行分析[59],本研究不排除羽茅中还存在其他种类的化感物质,因此进一步研究羽茅中潜在的化感物质,并分析其化感成分的作用和转化机理将成为以后研究的方向。

参考文献(References):

[1] Rice E L. Allelopathy. 2nd ed. Oklahoma: University of Oklahoma Press, 1984: 1320-1344.

[2] 李雪枫, 王坚, 许文博, 王堃. 冷蒿对三种禾本科植物种子萌发和幼苗生长的化感作用. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1702-1708.

[3] 张学文, 刘亦学, 刘万学, 万方浩, 张惟, 杨秀荣. 植物化感物质及其释放途径. 中国农学通报, 2007, 23(7): 295-297.

[4] 任元丁, 尚占环, 龙瑞军. 中国草地生态系统中的化感作用研究进展. 草业科学, 2014, 31(5): 993-1002.

[5] 郑丽, 冯玉龙. 紫茎泽兰叶片化感作用对 10 种草本植物种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学报, 2005, 25(10): 2782-2787.

[6] 阎飞, 杨振明, 韩丽梅. 植物化感作用(Allelopathy)及其作用物的研究方法. 生态学报, 2000, 20(4): 692-696.

[7] Carroll G. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont. Ecology, 1988, 69(1): 2-9.

[8] Schardl C L, Leuchtmann A, Spiering M J. Symbioses of grasses with seedborne fungal endophytes. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 315-340.

[9] Hill N S, Belesky D P, Stringer W C. Competitiveness of tall fescue as influenced by *Acremonium coenophialum*. Crop Science, 1991, 31(1): 185-190.

[10] Marks S, Clay K, Cheplick G P. Effects of fungal endophytes on interspecific and intraspecific competition in the grasses *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne*. Journal of Applied Ecology, 1991, 28(1): 194-204.

[11] Clay K, Holah J. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. Science, 1999, 285(5434): 1742-1744.

[12] Rudgers J A, Orr S. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. Journal of Ecology, 2009, 97(2): 247-255.

[13] Saari S, Helander M, Faeth S H, Saikkonen K. The effects of endophytes on seed production and seed predation of tall fescue and meadow fescue. Microbial Ecology, 2010, 60(4): 928-934.

[14] Vázquez-de-Aldana B R, Zabalgogeazcoa I, García-Ciudad A, García-Criado B. An *Epichloë* endophyte affects the competitive ability of *Festuca rubra* against other grassland species. Plant and Soil, 2013, 362(1-2): 201-213.

[15] Gundel P E, Garibaldi L A, Helander M, Saikkonen K. Symbiotic interactions as drivers of trade-offs in plants: effects of fungal endophytes on tall fescue. Fungal Diversity, 2013, 60(1): 5-14.

[16] Gundel P E, Helander M, Casas C, Hamilton C E, Faeth S H, Saikkonen K. *Neotyphodium* fungal endophyte in tall fescue (*Schedonorus phoenix*): a comparison of three Northern European wild populations and the cultivar Kentucky-31. Fungal Diversity, 2013, 60(1): 15-24.

[17] Vila-Aiub M M, Gundel P E, Ghersa C M. Fungal endophyte infection changes growth attributes in *Lolium multiflorum* Lam. Austral Ecology, 2005, 30(1): 49-57.

[18] Malinowski D P, Belesky D P. Adaptations of endophyte-infected cool-season grasses to environmental stresses: mechanisms of drought and mineral stress tolerance. Crop Science, 2000, 40(4): 923-940.

[19] Bultman T L, Bell G D. Interaction between fungal endophytes and environmental stressors influences plant resistance to insects. Oikos, 2003, 103(1): 182-190.

[20] Huitu O, Forbes K M, Helander M, Julkunen-Tiitto R, Lambin X, Saikkonen K, Stuart P, Sulkama S, Hartley S. Silicon, endophytes and secondary metabolites as grass defenses against mammalian herbivores. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 478.

[21] Pańka D, Piesik D, Jeske M, Baturo-Cieśniewska A. Production of phenolics and the emission of volatile organic compounds by perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.)/ *Neotyphodium lolii* association as a response to infection by *Fusarium poae*. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(11): 1010-1019.

[22] Wäli P R, Helander M, Nissinen O, Saikkonen K. Susceptibility of endophyte-infected grasses to winter pathogens (snow molds). Canadian Journal of Botany, 2006, 84(7): 1043-1051.

[23] Nagabhyru P, Dinkins R D, Wood C L, Bacon C W, Schardl C L. Tall fescue endophyte effects on tolerance to water-deficit stress. BMC Plant Biology, 2013, 13: 127.

[24] Lewis G C. Effects of biotic and abiotic stress on the growth of three genotypes of *Lolium perenne* with and without infection by the fungal endophyte *Neotyphodium lolii*. Annals of Applied Biology, 2004, 144(1): 53-63.

[25] Zhang X X, Li C J, Nan Z B. Effects of cadmium stress on seed germination and seedling growth of *Elymus dahuricus* infected with the *Neotyphodium* endophyte. Science China Life Sciences, 2012, 55(9): 793-799.

[26] Li C J, Nan Z B, Paul V H, Dapprich P D, Liu Y. A new *Neotyphodium* species symbiotic with drunken horse grass (*Achnatherum inebrians*) in China. Mycotaxon, 2004, 90(1): 141-147.

[27] Sullivan T J, Faeth S H. Gene flow in the endophyte *Neotyphodium* and implications for coevolution with *Festuca arizonica*. Molecular Ecology, 2004, 13(3): 649-656.

[28] Iannone L J, Pinget A D, Nagabhyru P, Schardl C L, De Battista J P. Beneficial effects of *Neotyphodium tembladerae* and *Neotyphodium pampeanum* on a wild forage grass. Grass and Forage Science, 2012, 67(3): 382-390.

[29] Leuchtmann A, Oberhofer M. The *Epichloë* endophytes associated with the woodland grass *Hordelymus europaeus* including four new taxa. Mycologia, 2013, 105(5): 1315-1324.

[30] 李博. 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 1997, 30(6): 1-9.

[31] 魏宇昆, 高玉葆. 禾草内生真菌的遗传多样性及其共生关系. 植物生态学报, 2008, 32(2): 512-520.

[32] 马毓泉. 内蒙古植物志. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1985: 1-282.

[33] Zhang X, Ren A Z, Wei Y K, Lin F, Li C, Liu Z J, Gao Y B. Taxonomy, diversity and origins of symbiotic endophytes of *Achnatherum sibiricum* in the Inner Mongolia Steppe of China. FEMS Microbiology Letters, 2009, 301(1): 12-20.

[34] Li X, Zhou Y, Zhu M J, Qin J H, Ren A Z, Gao Y B. Stroma-bearing endophyte and its potential horizontal transmission ability in *Achnatherum sibiricum*. Mycologia, 2015, 107(1): 21-31.

[35] Latch G C M, Christensen M J, Samuels G J. Five endophytes of *Lolium* and *Festuca* in New Zealand. Mycotaxon, 1984, 20(2): 535-550.

[36] 李夏. 氮素处理下内生真菌种类和传播方式对天然宿主植物羽茅(*Achnatherumsibiricum* (*L.*) *Keng*)的生理生态影响[D]. 天津: 南开大学, 2015.

[37] 李夏, 韩荣, 任安芝, 高玉葆. 高温处理构建不感染内生真菌羽茅种群的方法探讨. 微生物学通报, 2010, 37(9): 1395-1400.

[38] 赵念席, 高玉葆, 王金龙, 任安芝, 阮维斌, 陈磊, 刘惠芬. 内蒙古中东部草原大针茅的种群遗传分化. 生态学报, 2004, 24(10): 2178-2185.

[39] Chiapusio G, Sánchez A M, Reigosa M J, González L, Pellissier F. Do germination indices adequately reflect allelochemical effects on the germination process?. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23(11): 2445-2453.

[40] Zhang L, Wang X Y, Guo J Z, Xia Q L, Zhao G, Zhou H N, Xie F W. Metabolic profiling of Chinese Tobacco leaf of different geographical origins by GC-MS. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(11): 2597-2605.

[41] 周宝利, 李娜, 刘双双, 富饶, 李桂香. 2, 4-二叔丁基苯酚对番茄叶霉病及幼苗生长的影响. 生态学杂志, 2013, 32(5): 1203-1207.

[42] Sutherland B L, Hume D E, Tapper B A. Allelopathic effects of endophyte infected perennial ryegrass extracts on white clover seedlings. New Zealand Journal of Agricultural Research, 1999, 42(1): 19-26.

[43] Vázquez-de-Aldana B R, Romo M, García-Ciudad A, Petisco C, García-Criado B. Infection with the fungal endophyte *Epichloë festucae* may alter the allelopathic potential of red fescue. Annals of Applied Biology, 2011, 159(2): 281-290.

[44] Springer T L. Allelopathic effects on germination and seedling growth of clovers by endophyte-free and -infected tall fescue. Crop Science, 1996, 36(6): 1639-1642.

[45] Renne I J, Rios B G, Fehmi J S, Tracy B F. Low allelopathic potential of an invasive forage grass on native grassland plants: a cause for encouragement?. Basic and Applied Ecology, 2004, 5(3): 261-269.

[46] 秦俊华. 模拟取食和刈割对感染内生真菌的羽茅抗虫性影响研究[D]. 天津: 南开大学, 2015.

[47] 谢凤行, 任安芝, 王银华, 林枫, 高玉葆. 内生真菌对草坪植物病原真菌抑制作用的比较. 生态学报, 2008, 28(8): 3913-3920.

[48] Hamilton C E, Dowling T E, Faeth S H. Hybridization in endophyte symbionts alters host response to moisture and nutrient treatments. Microbial Ecology, 2010, 59(4): 768-775.

[49] Oberhofer M, Güsewell S, Leuchtmann A. Effects of natural hybrid and non-hybrid *Epichloë* endophytes on the response of *Hordelymus europaeus* to drought stress. New Phytologist, 2014, 201(1): 242-253.

[50] Brem D, Leuchtmann A. *Epichloë* grass endophytes increase herbivore resistance in the woodland grass *Brachypodium sylvaticum*. Oecologia, 2001, 126(4): 522-530.

[51] 王明道, 陈红歌, 刘新育, 高玉千, 吴坤, 贾新成. 地黄对芝麻的化感作用及其化感物质的分离鉴定. 植物生态学报, 2009, 33(6): 1191-1198.

[52] 刘成. 芦苇化感作用及其化感物质分离与鉴定[D]. 重庆: 西南大学, 2014.

[53] 邬彩霞, 刘苏娇, 赵国琦. 黄花草木樨水浸提液中潜在化感物质的分离、鉴定. 草业学报, 2014, 23(5): 184-192.

[54] 董晓宁, 高承芳, 张晓佩, 刘远, 李文杨, 翁伯琦. 多花黑麦草根系抑草潜力评价及其化感物质分析. 草业学报, 2013, 22(4): 61-68.

[55] 周宝利, 陈志霞, 杜亮, 谢玉宏, 叶雪凌. 不同抗病性茄子根系分泌物对黄萎菌的化感作用. 生态学报, 2011, 31(14): 3964-3972.

[56] 杨延杰, 王晓伟, 赵康, 陈宁, 林多. 邻苯二甲酸对萝卜种子萌发、幼苗叶片膜脂过氧化及渗透调节物质的影响. 生态学报, 2013, 33(19): 6074-6080.

[57] 耿广东, 张素勤, 程智慧. 邻苯二甲酸二丁酯的化感作用及其作用机理研究. 江西农业大学学报, 2008, 30(6): 1045-1048.

[58] 吴易, 司春灿, 孙见凡, 王从彦, 杜道林. 南美蟛蜞菊根系分泌物中 2 种化学物质的化感潜力. 西北农业学报, 2014, 23(10): 170-178.

[59] 赵丹, 刘鹏飞, 潘超, 杜仁鹏, 葛菁萍. 生态代谢组学研究进展. 生态学报, 2015, 35(15): 4958-4967.